

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.1.

ВЛИЯНИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ И КАДМИЯ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОДЫХАНИЯ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ

Е. С. Холопцева, В. В. Таланова

Институт биологии Карельского научного центра РАН, ФИЦ КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия

Изучалось раздельное и совместное действие низкой закалывающей температуры (4 °С) и сульфата кадмия (100 мкМ) на интенсивность видимого фотодыхания листьев проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Установлено, что температура 4 °С уже в начальный период действия (1–5 ч) вызывает значительное снижение устьичной проводимости и содержания CO₂ в межклетниках, сохраняющееся в течение 7 сут опыта. Интенсивность фотодыхания в первые 1–5 ч холодового воздействия резко уменьшалась, однако затем из-за низкой концентрации CO₂ постепенно увеличивалась и через 4–7 сут превысила исходный уровень. В отличие от этого кадмий в первые часы воздействия практически не влиял на устьичную проводимость и концентрацию CO₂ в межклетниках, а через 4–7 сут приводил к небольшому снижению данных показателей. Интенсивность фотодыхания после незначительного ослабления в первые часы его воздействия возвратилась на исходный уровень. Совместное действие температуры 4 °С и кадмия приводило в первые сутки к уменьшению устьичной проводимости, содержания CO₂ в межклетниках и интенсивности фотодыхания, в дальнейшем первые два показателя оставались на пониженном уровне, а интенсивность фотодыхания возвратилась к исходному значению. Сделан вывод о том, что поддержание повышенного уровня фотодыхания в листьях пшеницы под влиянием низкой температуры на фоне снижения устьичной проводимости и содержания CO₂ в межклетниках может способствовать защите клеток от развивающегося в этих условиях окислительного стресса.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L.; низкая температура; кадмий; фотодыхание; устьичная проводимость.

E. S. Kholoptseva, V. V. Talanova. THE EFFECT OF LOW TEMPERATURE AND CADMIUM ON THE PHOTORESPIRATION RATE OF WHEAT SEEDLINGS

The effects of separate and combined exposure to a low hardening temperature (4 °C) and cadmium sulfate (100 μM) on the visible photorespiration rate in the leaves of winter wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) were investigated. It was found that the temperature of 4 °C causes a significant decrease in stomatal conductance and CO₂ content in leaf intercellulars already in the initial period of the treatment (1–5 h). This effect persists

for 7 days of the experiment. The rate of photorespiration sharply decreased in the first 1–5 hours of cold exposure. But then, it gradually increased due to a low CO₂ concentration and exceeded the initial level after 4–7 days. In contrast, cadmium had virtually no effect on stomatal conductance and CO₂ concentration in the intercellular spaces in the first hours of exposure, and after 4–7 days it led to a slight decrease in these indices. At the same time, after a small decline in the first hours of exposure the rate of photorespiration returned to the initial level. The combined impact of 4 °C temperature and cadmium led to a decrease in stomatal conductance, CO₂ content in the intercellular spaces, and the rate of photorespiration on the first day. After that, the first two indicators remained at a reduced level, whereas the photorespiration rate returned to its original value. It was concluded that by maintaining an elevated level of photorespiration in the leaves under the impact of low temperature simultaneously with a decrease in stomatal conductance and CO₂ content in intercellular spaces wheat plants protect their cells from the oxidative stress developing under these conditions.

Key words: *Triticum aestivum* L.; low temperature; cadmium; photorespiration; stomatal conductance.

Введение

В листьях растений одновременно с процессом фотосинтеза на свету происходит фотодыхание – поглощение кислорода и выделение углекислого газа. Начальный этап фотодыхания (гликолатного цикла) связан с оксигеназной функцией ключевого фермента фотосинтеза – рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (РУБИСКО) и проходит в хлоропластах, а последующие метаболические процессы – в пероксисомах и митохондриях [Кузнецов, Дмитриева, 2011; Hagemann, Vaule, 2016, 2017]. Как установлено, скорость фотодыхания у C₃-растений может быть довольно значительной, особенно при сильном освещении и высокой температуре [Hagemann, Vaule, 2016]. Показано также, что фотодыхание усиливается при ограничении доступа CO₂ в лист при действии на растения различных стрессовых факторов [Рябушкина, 2010; Стасик, 2014].

В последние годы появился ряд работ, свидетельствующих о том, что фотодыхание участвует в реакциях растений на действие неблагоприятных факторов внешней среды разной природы (водный дефицит, высокие температуры, засоление, низкие температуры, тяжелые металлы) [Kangasjärvi et al., 2012; Voss et al., 2013; Стасик, 2014; Hodges et al., 2016; Szymańska et al., 2017]. К настоящему времени наиболее изучено влияние на фотодыхание высоких температур [D'Ambrosio et al., 2006] и водного дефицита [Voss et al., 2013; Стасик, 2014; Silva, 2015]. В частности, установлено, что интенсивность фотодыхания возрастает при снижении концентрации углекислого газа в листьях яровой пшеницы по мере закрывания устьиц в условиях умеренной засухи, но уменьшается при жесткой засухе [Стасик, 2014]. Что

касается воздействия на фотодыхание растений других абиотических факторов, в том числе низких температур и тяжелых металлов, то имеющиеся по этому вопросу сведения единичны и противоречивы [Voss et al., 2013].

Учитывая вышеизложенное, целью данной работы явилось изучение влияния низкой температуры (физический фактор) и кадмия (химический фактор), а также их совместного действия на интенсивность фотодыхания проростков пшеницы.

Материалы и методы

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе с добавлением микроэлементов в камере искусственного климата при температуре воздуха 22 °C, его относительной влажности 60–70 %, освещенности 10 клк, фотопериоде 14 ч. По достижении недельного возраста проростки в течение 7 суток подвергали действию низкой закалывающей температуры (4 °C) или сульфата кадмия (100 мкМ), а также их совместному действию, сохраняя прочие условия неизменными.

Устьичную проводимость, содержание CO₂ в межклетниках и интенсивность фотодыхания изучали с помощью портативной фотосинтетической системы HCM-1000 (Walz, Германия). Интенсивность видимого фотодыхания рассчитывали как разность между максимальным выходом CO₂ в течение 3 мин после выключения света и темновым дыханием (по установившемуся уровню CO₂ через 5–7 мин после выключения света) [Балаур и др., 2009, 2013]. Измерения проводили в климатической камере при

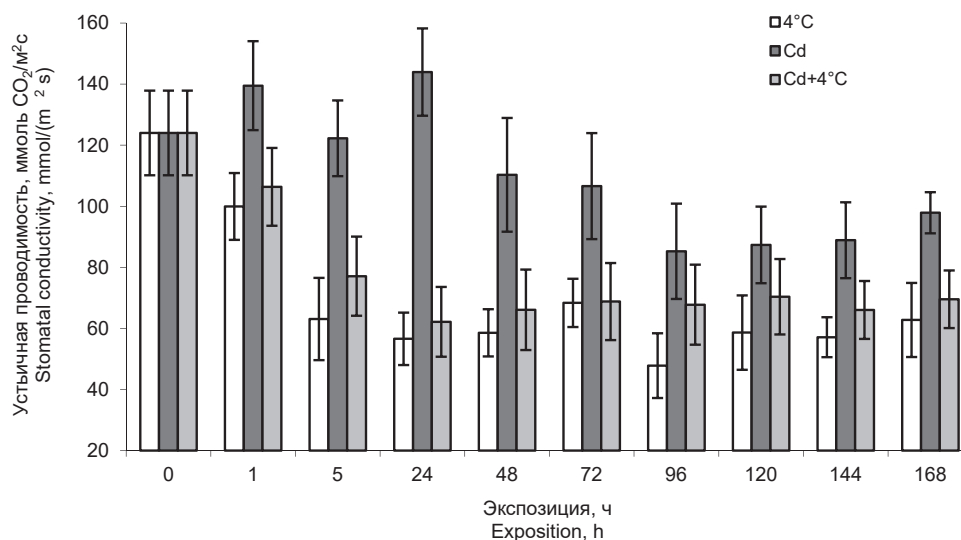


Рис. 1. Раздельное и совместное действие температуры 4 °С и кадмия (100 мкМ) на устьичную проводимость листьев пшеницы

Fig. 1. Separate and combined effect of temperature 4 °C and cadmium (100 μM) on stomatal conductance of wheat leaves

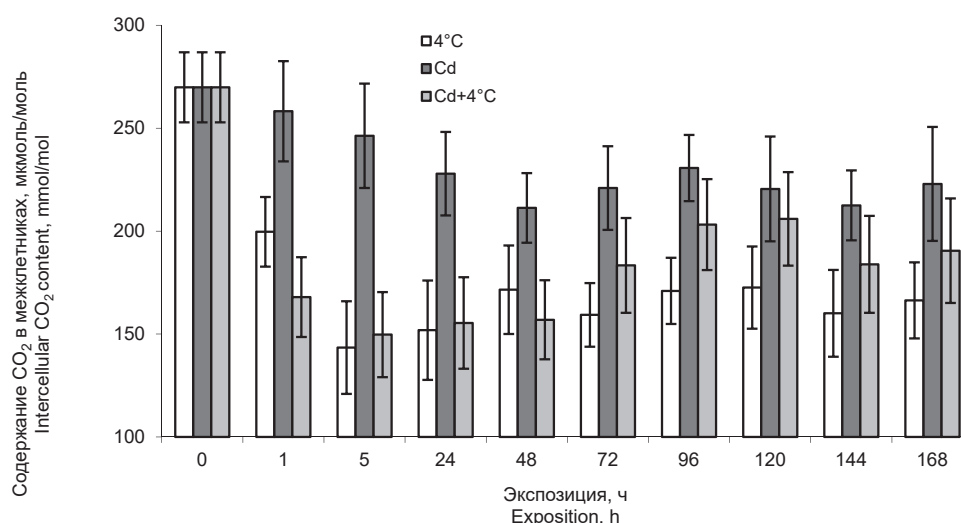


Рис. 2. Раздельное и совместное действие температуры 4 °С и кадмия (100 мкМ) на содержание CO₂ в межклетниках листьев пшеницы

Fig. 2. Separate and combined effect of temperature 4 °C and cadmium (100 μM) on the intercellular CO₂ content in wheat leaves

температурах, соответствующих вариантам опыта (4 или 22 °С).

Повторность в пределах одного варианта опыта 5-кратная. Каждый опыт повторяли 3 раза. На рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. В статье обсуждаются величины, достоверные при $p \leq 0,05$.

Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

В ходе исследований установлено, что при температуре 4 °С в течение первых суток воздействия происходит значительное снижение устьичной проводимости листьев пшеницы (до 50 % от исходного уровня), которое сохраняется до конца опыта (рис. 1). Кадмий в концентрации 100 мкМ в обычных температурных условиях (при 22 °С) не вызывал изменения устьичной проводимости в первые сутки опыта, затем она снижалась и через 4–7 сут составляла около 70 % от исходного уровня (рис. 1). Совместное

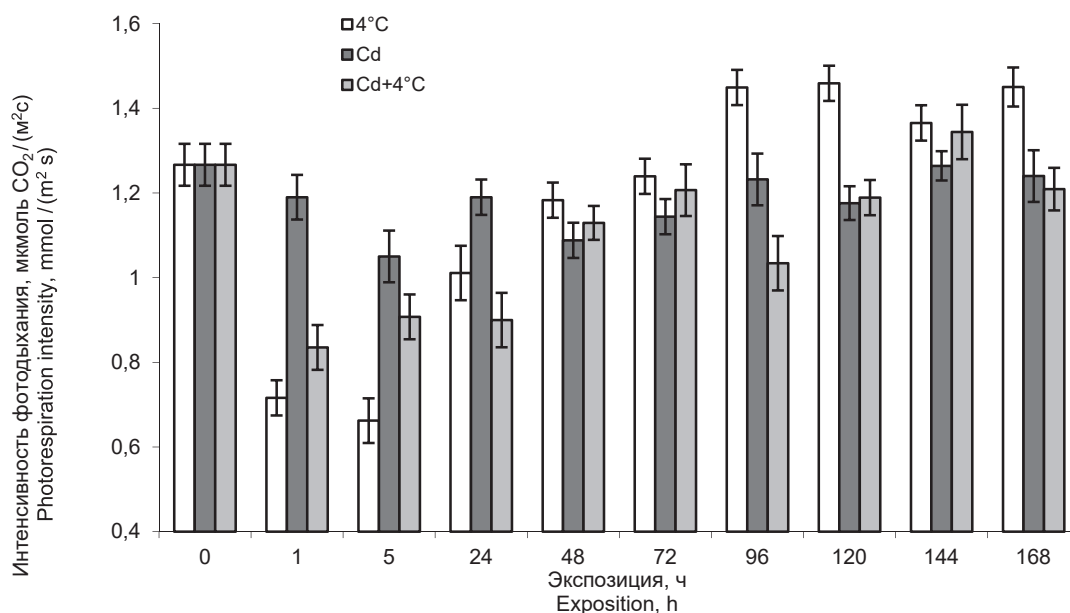


Рис. 3. Раздельное и совместное действие температуры 4 °С и кадмия (100 мкМ) на интенсивность фотодыхания листьев пшеницы

Fig. 3. Separate and combined effect of temperature 4 °C and cadmium (100 μM) on the intensity of wheat leaves photorespiration

действие температуры 4 °С и кадмия в первые сутки снижало устьичную проводимость и стабилизировало ее в дальнейшем (2–7 сут) на уровне, характерном для низкотемпературного воздействия (рис. 1).

В первые сутки действия температуры 4 °С также отмечено уменьшение содержания CO₂ в межклетниках листьев пшеницы (примерно до 60 % от исходного значения), которое и в дальнейшем (2–7 сут) оставалось на пониженном уровне (рис. 2). В отличие от этого в первые сутки действия кадмия не происходило достоверного изменения содержания CO₂, затем оно снижалось до 80 % от исходного уровня (рис. 2). При совместном действии низкой температуры и кадмия этот показатель резко снижался в первые двое суток, в дальнейшем (через 3–7 сут) отмечена тенденция к его увеличению, однако достигнутый уровень не превышал исходного значения (рис. 2).

В начальный период (1–5 ч) холодого воздействия происходило резкое снижение интенсивности фотодыхания (до 50 % от исходного уровня). В дальнейшем, в течение 1–3 сут температура 4 °С вызывала ее повышение и стабилизацию (через 4–7 сут) на уровне, превышающем исходное значение (рис. 3). Воздействие кадмия в первые 5 ч вызывало небольшое снижение интенсивности фотодыхания, однако затем она возвратилась на исходный уровень и практически не изменялась в дальнейшем на протяжении всего опыта (в течение 7 сут).

Совместное действие этих стресс-факторов снижало интенсивность фотодыхания в первые сутки, однако начиная с третьих суток происходило ее повышение до исходного уровня.

Обсуждение

В настоящее время активацию фотодыхания считают одной из ответных реакций растения на действие неблагоприятных факторов среды, связанных с защитой фотосинтетического аппарата (ФСА) от фотоингибирования [Kangasjärvi et al., 2012; Voss et al., 2013; Стасик, 2014; Hodges et al., 2016; Szymańska et al., 2017].

В наших исследованиях выявлен характер изменения устьичной проводимости, содержания CO₂ в межклетниках листьев и интенсивности видимого фотодыхания у проростков пшеницы при действии низкой закалывающей температуры (4 °С), кадмия в субповреждающей концентрации (100 мкл), а также при их совместном действии. Установлено, что в начальный период действия температуры 4 °С происходит значительное снижение всех указанных показателей. В дальнейшем устьичная проводимость и содержание CO₂ остаются на пониженном уровне, а фотодыхание постепенно повышается.

Обнаруженное нами резкое снижение устьичной проводимости в первые часы действия холода, приводящее к уменьшению концентрации CO₂ в межклетниках листьев, вызвано,

очевидно, быстрым закрыванием устьиц [Wilkinson et al., 2001]. Ингибирование фотодыхания в этом случае может быть связано с замедлением фотосинтетического метаболизма в целом [Caemmere, Farquhar, 1981; Kangasjärvi et al., 2012]. В пользу этого указывают наши данные о значительном снижении интенсивности фотосинтеза проростков пшеницы в первые 1–5 ч действия температуры 4 °С [Венжик и др., 2011]. Следовательно, фотодыхание при кратковременном действии холода, по-видимому, не может выполнять защитную функцию, поскольку его интенсивность, как и интенсивность фотосинтетического газообмена в целом, слишком низкая. Отметим, что сходные изменения устьичной проводимости, содержания CO₂ в межклетниках, интенсивности фотосинтеза и фотодыхания зафиксированы у холодостойких растений свеклы при кратковременном (2 ч) действии температуры 5 °С [D'Ambrosio et al., 2006]. Причем и у пшеницы [Венжик и др., 2011], и у свеклы [D'Ambrosio et al., 2006] обнаружено увеличение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, что связывают с тепловой диссипацией избыточной энергии света, которую считают одним из механизмов защиты фотосистемы II (ФС II) от фотоингибирования и окислительного стресса [Креславский и др., 2012; Theocharis et al., 2012].

При более длительном (несколько суток) холодом воздействии на фоне низкой концентрации углекислого газа в межклетниках происходит повышение интенсивности фотодыхания проростков пшеницы. Поскольку CO₂ и O₂ конкурируют между собой за присоединение к активному центру РУБИСКО [Кузнецов, Дмитриева, 2011], уменьшение содержания CO₂ в межклетниках при низкой температуре приводит к снижению его поступления в хлоропласт, что способствует присоединению к ферменту кислорода и, соответственно, активации фотодыхания. В этом случае усиление фотодыхания, по-видимому, выступает как дополнительная защита клетки от избыточного образования активных форм кислорода (АФК). Как известно, ингибирование работы цикла Кальвина в неблагоприятных условиях приводит к снижению фотосинтетического транспорта электронов, образованию АФК и развитию окислительного стресса, а фотодыхание регулирует окислительно-восстановительный баланс, поскольку мощности цикла Кальвина недостаточно, чтобы использовать все восстановительные эквиваленты (АТФ и НАДФ·Н), образовавшиеся в световую фазу фотосинтеза [Креславский и др., 2012]. Потребление энергии при фотодыхании предотвращает гиперовосстановление хлоропласта

и препятствует фотоингибированию процесса фотосинтеза [Рахманкулова, 2009].

Таким образом, усиление фотодыхания проростков пшеницы при длительном действии низкой закалывающей температуры, по-видимому, наряду с другими биохимическими, генетическими и физиологическими системами регуляции обеспечивает дополнительную защиту ФСА от окислительного стресса.

Влияние сульфата кадмия в используемой концентрации (100 мкМ) на фотодыхание проростков пшеницы оказалось слабовыраженным. В частности, в первые сутки его действия не зафиксировано изменений устьичной проводимости и содержания CO₂ в межклетниках листа. Это объясняется очень низкой концентрацией кадмия в листьях проростков пшеницы в первые часы воздействия [Репкина и др., 2015], что связано со способностью злаковых растений задерживать большую его часть в корневой системе [Казнина, Титов, 2013]. Однако через 1 сут от начала воздействия происходит значительное поступление ионов кадмия в листья, а с увеличением продолжительности воздействия до 2–7 сут его содержание продолжает нарастать [Репкина и др., 2015]. В результате этого токсическое действие кадмия на растения проявляется на 3–7-е сутки: снижается устьичная проводимость и несколько уменьшается содержание CO₂ в межклетниках листа. Однако изменения устьичной проводимости и содержания CO₂ оказались менее значительными, чем при низкотемпературном воздействии, что слабо отразилось и на фотодыхании.

Ранее было показано, что при длительном действии кадмия в вышеуказанной концентрации происходит снижение интенсивности фотосинтеза проростков пшеницы [Венжик и др., 2015a]. Однако в этом случае кадмий не вызывал накопления АФК и окислительного стресса, поскольку ни в начальный период его действия (1–24 ч), ни при более длительном воздействии не зафиксировано существенных изменений в содержании малонового диальдегида – конечного продукта перекисного окисления липидов [Репкина и др., 2015]. Видимо, с этим связано и отсутствие значительных изменений интенсивности фотодыхания.

При совместном действии низкой температуры и кадмия на проростки пшеницы фотодыхание снижается в первые сутки, так же как и при низкотемпературном воздействии, а затем возвращается на исходный уровень. Вероятно, в этом случае происходит нивелирование эффектов воздействия этих стрессоров, как было показано в других работах [Streb et al., 2008; Гармаш, Головки, 2009; Венжик и др.,

2015б], поскольку низкая температура и кадмий в разной степени влияют на интенсивность фотосинтеза и темнового дыхания [Титов и др., 2007, 2014; Венжик и др., 2015а, б]. Возможно, что взаимодействие этих стресс-факторов приводит к меньшему накоплению АФК, чем низкая температура, поэтому не происходит значительной активизации фотодыхания.

В целом проведенные исследования позволяют предположить, что фотодыхание принимает участие в поддержании активности ФСА растений пшеницы в условиях действия низкой закалывающей температуры и кадмия. Так, под влиянием низкой температуры усиление фотодыхания, вероятно, направлено на защиту ФСА от проявления окислительного стресса. В отличие от этого кадмий в субповреждающей концентрации не вызывает существенных изменений фотодыхания, а при совместном действии низкой температуры и кадмия не происходит суммирования их эффектов на фотодыхание проростков пшеницы.

Заключение

Проведенные исследования показали, что при раздельном и совместном действии низкой температуры и кадмия в растениях пшеницы происходят изменения в устьичной проводимости и содержании CO_2 в межклетниках листа, что, в свою очередь, приводит к изменению интенсивности фотодыхания. Под влиянием длительного воздействия низкой температуры происходит активизация фотодыхания, а при действии кадмия, так же как и при совместном действии низкой температуры и кадмия, явно усиления фотодыхания не отмечено. Таким образом, можно предположить, что процесс фотодыхания принимает участие в регуляции окислительно-восстановительных реакций и защите клеток от накопления АФК и развития окислительного стресса в условиях низкотемпературного воздействия.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН по теме № 0221-2017-0051.

Литература

- Балаур Н. С., Воронцов В. А., Клейман Э. И., Тон Ю. Д. Новая технология мониторинга CO_2 -обмена у растений // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 3. С. 466–470.
- Балаур Н. С., Воронцов В. А., Меренюк Л. Ф. Особенности фотодыхания фотосинтетически

активных органов у C_3 -растений // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 2. С. 174–183. doi: 10.7868/S0015330313020036

Венжик Ю. В., Титов А. Ф., Таланова В. В., Фролова С. А., Таланов А. В., Назаркина Е. А. Влияние пониженной температуры на устойчивость и функциональную активность фотосинтетического аппарата // Известия РАН. Сер. биол. 2011. № 2. С. 171–177.

Венжик Ю. В., Таланова В. В., Титов А. Ф., Холопцева Е. С. О сходстве и различиях в реакции растений пшеницы на действие низкой температуры и кадмия // Известия РАН. Сер. биол. 2015а. № 6. С. 597–604.

Венжик Ю. В., Титов А. Ф., Холопцева Е. С., Таланова В. В. Раздельное и совместное действие низкой температуры и кадмия на некоторые физиологические показатели пшеницы // Труды КарНЦ РАН. 2015б. № 12. С. 23–34. doi: 10.17076/eb248

Гармаш Е. В., Головкин Т. К. Влияние кадмия на рост и дыхание ячменя при двух температурных режимах выращивания // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 3. С. 382–387.

Казнина Н. М., Титов А. Ф. Влияние кадмия на физиологические процессы и продуктивность растений семейства Poaceae // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133, № 6. С. 588–603.

Креславский В. Д., Карпентер Р., Климов В. В., Мурата Н., Аллахвердиев С. И. Молекулярные механизмы устойчивости фотосинтетического аппарата к стрессу // Биологические мембраны. 2007. Т. 24, № 3. С. 195–217.

Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов В. В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 2. С. 163–178.

Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. Учебник. М.: Абрис, 2011. Т. 1. 783 с.

Рахманкулова З. Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растениях // Вестник Башкирского ун-та. 2009. Т. 14, № 3(1). С. 1141–1154.

Репкина Н. С., Батова Ю. В., Титов А. Ф., Таланова В. В. Экспрессия гена глутатионсинтетазы *GS3* в корнях и листьях проростков пшеницы при действии кадмия // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 11. С. 67–75. doi: 10.17076/eb229

Рябушкина Н. А. Экологические особенности фотосинтеза и попытки биоинженерии повышения его эффективности // Биотехнология. Теория и практика. 2010. № 4. С. 12–35.

Стасик О. О. Фотодыхание: метаболизм и физиологическая роль // Современные проблемы фотосинтеза // Под ред. С. И. Аллахвердиева, А. Б. Рубина, В. А. Шувалова. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. Т. 2. С. 505–535.

Титов А. Ф., Таланова В. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.

Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 194 с.

D'Ambrosio N., Arena C., De Santo A. V. Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sink to carbon assimila-

tion in *Beta vulgaris* L. // Environ. Exp. Bot. 2006. Vol. 55. P. 248–257. doi: 10.1016/j.envexpbot.2004.11.006

Caemmerer S., Farquhar G. D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves // Planta. 1981. Vol. 153, iss. 4. P. 376–387.

Hagemann M., Bauwe H. Photorespiration and the potential to improve photosynthesis // Current Opinion in Chemical Biology. 2016. Vol. 35. P. 109–116.

Hagemann M., Bauwe H. Photorespiration // Encyclopedia of Applied Plant Sciences. 2017. 2nd edition. Vol. 1. P. 86–89. doi: 10.1016/B978-0-12-394807-6.00094-0

Hodges M., Dellerio Y., Keech O., Betti M., Raghavendra A. S., Sage R., Zhu X.-G., Allen D. K., Weber A. P. M. Perspectives for a better understanding of the metabolic intergration of photorespiration within a complex plant primary metabolism network // J. Exp. Bot. 2016. Vol. 67. P. 3015–3026. doi: 10.1093/jxb/erw145

Kangasjärvi S., Neukermans J., Li S., Aro E.-M., Noctor G. Photosynthesis, photorespiration, and signaling in defence responses // J. Exp. Bot. 2012. Vol. 63, no. 4. P. 1619–1636. doi: 10.1093/jxb/err402

Silva E. N., Silveira A. G., Ribeiro R. V., Vieira S. A. Photoprotective function of energy dissipation by thermal processes and photorespiratory mechanisms in *Jatropha curcas* plants during different intensities of drought and after recovery // Environ. Exp. Bot. 2015. Vol. 110. P. 36–45. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.09.008

References

Balaur N. S., Vorontsov V. A., Kleiman E. I., Ton Yu. D. Novaya tekhnologiya monitoringa CO₂-obmena u rastenii [A new technology for monitoring CO₂-exchange in plants]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2009. Vol. 56, no. 3. P. 466–470.

Balaur N. S., Vorontsov V. A., Merenyuk L. F. Osobennosti fotodykhaniya fotosinteticheskii aktivnykh organov u C₃-rastenii [Features of photorespiration of photosynthetically active organs in C₃ plants]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2013. Vol. 60, no. 2. P. 174–183. doi: 10.7868/S0015330313020036

Garmash E. V., Golovko T. K. Vliyanie kadmiya na rost i dykhanie yachmenya pri dvukh temperaturnykh rezhimakh vyrashchivaniya [Influence of cadmium on the growth and respiration of barley in two temperature regimes of cultivation]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2009. Vol. 56, no. 3. P. 382–387.

Kaznina N. M., Titov A. F. Vliyanie kadmiya na fiziologicheskie protsessy i produktivnost' rastenii semeistva Poaceae [Influence of cadmium on the physiological processes and productivity of the Poaceae plants family]. *Uspekhi sovremennoi biologii* [Biol. Bull. Reviews]. 2013. Vol. 133, no. 6. P. 588–603.

Kreslavskii V. D., Karpentier R., Klimov V. V., Murata N., Allakhverdiev S. I. Molekulyarnye mekhanizmy ustoichivosti fotosinteticheskogo apparata k stressu [Molecular mechanisms of photosynthetic apparatus stability to stress]. *Biologicheskie membrany* [Biochemistry (Moscow) Suppl. Ser. A: Membr. Cell Biol.]. 2007. Vol. 24, no. 3. P. 195–217.

Kreslavskii V. D., Los' D. A., Allakhverdiev S. I., Kuznetsov V. V. Signal'naya rol' aktivnykh form

Streb P., Aubert S., Gout El., Feierabend J., Bligny R. Cross tolerance to heavy-metal and cold-induced photoinhibition in leaves of *Pisum sativum* acclimated to low temperature // *Physiol. Mol. boil. plants*. 2008. Vol. 14, no. 3. P. 185–193.

Szymańska R., Ślesak I., Orzechowska A., Kruk J. Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants // *Environ. Exp. Bot.* 2017. Vol. 139. P. 165–177. doi: 10.1016/j.envexpbot.2017.05.002

Theocharis A., Clément Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature // *Planta*. 2012. Vol. 235, no. 6. P. 1091–1105. doi: 10.1007/s00425-012-164/-y

Voss I., Sunil B., Scheibe R., Raghavendra A. S. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response // *Plant Biol.* 2013. Vol. 15. P. 713–722. doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00710.x

Wilkinson S., Clephan A. L., Davies W. L. Rapid low temperature-induced stomatal closure occurs in cold-tolerant *Commelina communis* leaves but not in cold-sensitive tobacco leaves, via a mechanism that involves apoplastic calcium but not abscisic acid // *Plant Physiol.* 2001. Vol. 126, no. 4. P. 1566–1578.

Поступила в редакцию 11.09.2017

kisloroda pri stresse u rastenii [The signal role of active oxygen forms under stress in plants]. *Fiziologiya rastenii* [Russ. J. Plant Physiol.]. 2012. Vol. 59, no. 2. P. 163–178.

Kuznetsov V. V., Dmitrieva G. A. *Fiziologiya rastenii*. [Physiology of plants]. Moscow: Abris, 2011. Vol. 1. 783 p.

Rakhmankulova Z. F. Urovni regulatsii energeticheskogo obmena v rasteniyakh [Levels of energy metabolism regulation in plants]. *Vestnik Bashkirskogo un-ta* [Bashkir Univ. Bull.]. 2009. Vol. 14, no. 3(1). P. 1141–1154.

Repkina N. S., Batova Yu. V., Titov A. F., Talanova V. V. Ekspressiya gena glutationsintetazy GS3 v kornnyakh i list'yakh prorstkov pshenitsy pri deistvii kadmiya [Expression of GS3 glutathione synthetase gene in roots and leaves of wheat seedlings exposed to cadmium]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2015. No. 11. P. 67–75. doi: 10.17076/eb229

Ryabushkina N. A. Ekologicheskie osobennosti fotosinteza i popytki bioinzhenerii povysheniya ego effektivnosti [Ecological peculiarities of photosynthesis and attempts of bioengineering to increase its efficiency]. *Biotehnologiya. Teoriya i praktika* [Eurasian J. Appl. Biotechnology]. 2010. No. 4. P. 12–35.

Stasik O. O. Fotodykhanie: metabolism i fiziologicheskaya rol' [Photorespiration: metabolism and the physiological role]. *Sovremennyye problemy fotosinteza* [Current Iss. Photosynthesis]. Moscow; Izhevsk: Inst. of Computer Res., 2014. P. 505–535.

Titov A. F., Talanova V. V., Kaznina N. M., Laidinen G. F. Ustoichivost' rastenii k tyazhelym metallam

[The tolerance of plants to heavy metals]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2007. 172 p.

Titov A. F., Kaznina N. M., Talanova V. V. Tyazhelye metally i rasteniya [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2014. 194 p.

Venzhik Yu. V., Titov A. F., Talanova V. V., Frolova S. A., Talanov A. V., Nazarkina E. A. Vliyaniye ponizhennoi temperatury na ustoichivost' i funktsional'nyuyu aktivnost' fotosinteticheskogo apparata [Influence of the lowered temperature on the stability and functional activity of the photosynthetic apparatus]. *Izvestiya RAN [Biol. Bull.]*. 2011. No. 2. P. 171–177.

Venzhik Yu. V., Talanova V. V., Titov A. F., Kholoptseva E. S. O skhodstve i razlichiyakh v reaktsii rastenii pshenitsy na deistvie nizkoi temperatury i kadmiya [Similarities and differences in the reaction of wheat plants to the action of low temperature and cadmium]. *Izvestiya RAN [Biol. Bull.]*. 2015a. No. 6. P. 597–604.

Venzhik Yu. V., Titov A. F., Kholoptseva E. S., Talanova V. V. Razdel'noe i sovmestnoe deistvie nizkoi temperatury i kadmiya na nekotorye fiziologicheskie pokazateli pshenitsy [Separate and joint action of low temperature and cadmium on some physiological indices of wheat]. *Trudy KarNTs RAN [Trans. KarRC RAS]*. 2015. No. 12. P. 23–34. doi: 10.17076/eb248

D'Ambrosio N., Arena C., De Santo A. V. Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sink to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L. *Environ. Exp. Bot.* 2006. Vol. 55. P. 248–257. doi: 10.1016/j.envexpbot.2004.11.006

Caemmerer S., Farquhar G. D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*. 1981. Vol. 153, iss. 4. P. 376–387.

Hagemann M., Bauwe H. Photorespiration and the potential to improve photosynthesis. *Current Opinion in Chemical Biology*. 2016. Vol. 35. P. 109–116.

Hagemann M., Bauwe H. Photorespiration. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*. 2017. 2nd ed. Vol. 1. P. 86–89. doi: 10.1016/B978-0-12-394807-6.00094-0

Hodges M., Deller Y., Keech O., Betti M., Raghavendra A. S., Sage R., Zhu X.-G., Allen D. K.,

Weber A. P. M. Perspectives for a better understanding of the metabolic intergration of photorespiration within a complex plant primary metabolism network. *J. Exp. Bot.* 2016. Vol. 67. P. 3015–3026. doi: 10.1093/jxb/erw145

Kangasjärvi S., Neukermans J., Li S., Aro E.-M., Noctor G. Photosynthesis, photorespiration, and signalling in defence responses. *J. Exp. Bot.* 2012. Vol. 63, no. 4. P. 1619–1636. doi: 10.1093/jxb/err402

Silva E. N., Silveira A. G., Ribeiro R. V., Vieira S. A. Photoprotective function of energy dissipation by thermal processes and photorespiratory mechanisms in *Jatropha curcas* plants during different intensities of drought and after recovery. *Environ. Exp. Bot.* 2015. Vol. 110. P. 36–45. doi: 10.1016/j.envexpbot.2014.09.008

Streb P., Aubert S., Gout El., Feierabend J., Bligny R. Cross tolerance to heavy-metal and cold-induced photoinhibition in leaves of *Pisum sativum* acclimated to low temperature. *Physiol. Mol. boil. plants*. 2008. Vol. 14, no. 3. P. 185–193.

Szymańska R., Ślesak I., Orzechowska A., Kruk J. Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants. *Environ. Exp. Bot.* 2017. Vol. 139. P. 165–177. doi: 10.1016/j.envexpbot.2017.05.002

Theocharis A., Clément Ch., Barka E. A. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperature. *Planta*. 2012. Vol. 235, no. 6. P. 1091–1105. doi: 10.1007/s00425-012-164/-y

Voss I., Sunil B., Scheibe R., Raghavendra A. S. Emerging concept for the role of photorespiration as an important part of abiotic stress response. *Plant Biol.* 2013. Vol. 15. P. 713–722. doi: 10.1111/j.1438-8677.2012.00710.x

Wilkinson S., Clephan A. L., Davies W. L. Rapid low temperature-induced stomatal closure occurs in cold-tolerant *Commelina communis* leaves but not in cold-sensitive tobacco leaves, via a mechanism that involves apoplastic calcium but not abscisic acid. *Plant Physiol.* 2001. Vol. 126, no. 4. P. 1566–1578.

Received September 11, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Холопцева Екатерина Станиславовна

старший научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: holooptseva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

Таланова Вера Викторовна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: talanova@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 762712

CONTRIBUTORS:

Kholoptseva, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: holooptseva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762712

Talanova, Vera

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: talanova@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 762712